© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über Pseudomonopodien.

Von

Dr. **Rudolf Wagner**

Wien.

Mit 4 Figuren im Text.

Bei einer Reihe von Dikotylen, welche systematisch weit auseinanderliegenden Familien angehören, ist die weitaus häufigste Art der Verzweigung die monochasiale, und zwar in dem Sinne, daß aus dem obersten der terminalen Infloreszenz — oder auch einer verkümmernden, bald abgestoßenen Laubknospe — vorangehenden Blattpaar nur ein einziges Achselprodukt sich entwickelt, das bereits nach wenigen Blattpaaren schon wieder seinen Abschluß in gleicher Weise findet, um dann aus der Achsel eines nach vorn fallenden Medianblattes einen Fortsetzungssproß zu entwickeln, was sich mehrmals, sechsmal, achtmal und wohl auch öfters wiederholen kann. Das so zustandekommende Sichelsympodium erfährt dann früher oder später eine Störung, indem die bisher eingehaltene Medianebene verlassen wird und aus den Achseln opponierter Transversalblätter eine Gabelung erfolgt oder aber nur ein einziges Transversalblatt[1]) ein Achselprodukt stützt, was sich manchmal mehrmals wiederholt, wobei dann die Richtungsindices meist zu alternieren pflegen, worauf alsbald wieder die mediane Weiterbildung des Sympodiums sich einstellt; analoges geschieht bei den erwähnten Gabelsprossen: das Spiel im Sinne des Drepaniums wiederholt sich[2]). Das biologisch Vorteilhafte einer derartigen Änderung der lange eingehaltenen Ebene bedarf keiner weiteren Betonung.

Auf diese Weise kommen Verzweigungssysteme zustande, deren diagrammatische Darstellung ich in einer kleinen Studie kürzlich zu ermöglichen versucht habe[3]). Das zur Anwendung gelangte Verfahren beruht auf meinen Verzweigungsformeln, wie ich sie 1901[4]) begründet und seit-

1) Vgl. die Erklärung des Ausdruckes im Text weiter unten.

2) Ein Beispiel dafür in dem zu erörternden Diagramm S. 265, Textfig 2.

3) R. Wagner, Zur diagrammatischen Darstellung dekussierter Sympodialsysteme, Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathem.-naturw. Klasse; Bd. CXXIII. Abt. I. S. 1097—1109 (Nov. 1914).

4) R. Wagner, Bau- und Aufblühfolge der Rispe von *Phlox paniculata* L., Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CX. Abt. I. p. 512 u. f.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

her in einer Reihe von Arbeiten zur Darstellung komplizierter Verhältnisse verwendet habe. Ich darf mich an dieser Stelle wohl darauf beschränken, die Bezeichnungsmethode für diejenigen Vorkommnisse, die hier darzustellen sind, zu erläutern; es sind dekussierte Systeme, bei denen also nur zwei sich kreuzende Ebenen für die Verzweigung in Betracht kommen, und ich gebrauche teilweise die in der ersten zitierten Abhandlung gebrauchten Worte.

»Bezeichnen wir in einem dekussierten System die Transversalblätter mit $\mathfrak{a}_s$ und $\mathfrak{a}_d$, $\mathfrak{c}_s$ und $\mathfrak{c}_d$, $\mathfrak{e}_s$ und $\mathfrak{e}_d$ usw., wobei s ([folium] sinistrum) und d ([folium] dextrum) als Richtungsindices in gewohntem Sinne gebraucht werden, die Medianblätter mit $\mathfrak{b}_a$ und $\mathfrak{b}_p$, $\mathfrak{d}_a$ und $\mathfrak{d}_p$, $\mathfrak{f}_a$ und $\mathfrak{f}_p$ usw., wobei a ([folium] anticum) und b ([folium] posticum) über die Stellung zur Abstammungsachse orientieren; geben wir ferner den Achselprodukten, die durch die entsprechenden großen deutschen Buchstaben bezeichnet werden, einen Generationsindex, der um eins höher sein muß als der der Abstammungsachse und somit ihrer Blätter, so erhält man eine vollkommen eindeutige Bezeichnung, die die sofortige Konstruktion des Diagrammes ermöglicht. In zahlreichen Fällen wird man sich das Verzweigungssystem ohne graphische Hilfsmittel direkt von der Formel weg vorstellen können, eine Möglichkeit, die in hohem Maße von der Übung abhängt. Beinhaltet aber die Formel mehrere Äste, von denen jeder einzelne wieder koordinierte Sympodialsysteme umfaßt, dann wird schließlich jede Vorstellungskraft versagen und man wird die Zuflucht zum Diagramm nehmen.«

Nun haben aber die üblichen Diagramme eine ganz erhebliche Schattenseite: mit jeder folgenden Sproßgeneration beanspruchen sie ein weit größeres Format, und schon bei gewissen sehr einfachen Verhältnissen, wie etwa bei der Verzweigung aus $\mathfrak{d}_a$, also aus dem vorderen Blatte des zweiten Medianpaares, wächst das nötige Format in geometrischer Reihe, deren Exponent dazu gleich zwei genommen werden muß. Aus dieser Betrachtung resultiert die Notwendigkeit einer anderen Diagrammform, deren Platzverbrauch sehr viel geringer ist.

In Textfig. 1 ist ein Sympodium dargestellt, die Kreise entsprechen den konsekutiven Sproßgenerationen, und in Formeln ausgedrückt, lautet das System

$$\mathfrak{X}_{a2}\,\mathfrak{C}_{d3}\left\{\begin{array}{l}\mathfrak{B}_{a4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{C}_{s6}\\ \mathfrak{C}_{s4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{B}_{a6}\mathfrak{A}_{s7}\mathfrak{A}_{d8}\mathfrak{B}_{a9}\mathfrak{C}_{s10}\end{array}\right.$$

Wie man ohne weiteres sieht, sind die Nummern der Blattpaare als Maßstab für die Abstände der Kreise genommen, das Umkonstruieren in die gewöhnlichen Diagramme vollzieht sich ohne jede Schwierigkeit durch die ersten paar Sproßgenerationen, dann schiebt das größer werdende Format einen Riegel vor.

Nun gibt es aber Fälle, in welchen noch weiter an Raum gespart werden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann, was da namentlich wünschenswert ist, wo zwanzig und mehr Sproßgenerationen in Betracht kommen. Es gibt Sträucher und Bäume, bei welchen eine Verzweigung aus den Blattpaaren a und b normaliter nicht zur Entwicklung kommt, zum mindesten nicht zur Astbildung führt. Jeder Kenner der Eichlerschen Blütendiagramme wird, und zwar mit Recht, in Textfig. 1 der erstgenannten Abhandlung einen Spezialfall der *Staphylea pinnata* L. vermutet haben. Die Terminalknospe entwickelt sich hier nicht, worauf bereits Joseph Gerhard Zuccarini[1]) in seinem heute wenig bekannten Buche »Charakteristik der deutschen Holzgewächse im blattlosen Zustande« hingewiesen hat, oder aber es kommt eine terminale Infloreszenz cymösen Charakters zustande. Jeder Zweig beginnt mit zwei Paar basalen Niederblättern, worauf ein Internodium folgt, dessen Länge zwischen einem Millimeter und mehreren Zentimetern schwankt. Das Blattpaar c und die folgenden sind stets von Laubblättern gebildet, aus deren Achseln die weitere Verzweigung erfolgt. Einige Angaben in dieser Hinsicht finden wir bei Eichler[2]). In Textfig. 3 ist ein Verzweigungssystem dargestellt, in welchem der Abstand der Kreise nach einem anderen Maßstabe gewählt ist. Da für diese Art die Vorblätter und das erste mediane Blattpaar nicht in Betracht kommen, so kann der Abstand für $\mathfrak{C}$, somit auch für $\mathfrak{D}$ und $\mathfrak{E}$ kleiner gewählt werden, was bei der neunmaligen Wiederholung des für $\mathfrak{D}_a$ nötigen Abstandes erheblich ins Gewicht fällt. Die Figur ist im wesentlichen eine Kopie der l. c. S. 1105 gegebenen Abbildung, ihre Interpretation durch Formeln stößt auf keinerlei Schwierigkeiten:

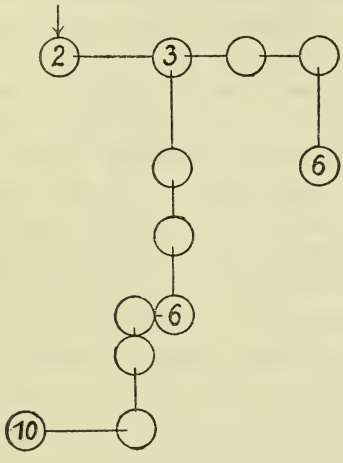

Fig. 1.

$$\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{D}_{a3}\mathfrak{D}_{a4}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d5}\,\mathfrak{D}_{a6}\,\mathfrak{C}_{d7}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d8}\begin{cases}\mathfrak{C}_{s9}\\ \mathfrak{C}_{d9}\\ \mathfrak{D}_{a9}\end{cases}\\ \mathfrak{D}_{a8}\,\mathfrak{D}_{a9}\,\mathfrak{D}_{a10}\,\mathfrak{D}_{a11}\,\mathfrak{D}_{a12}\end{cases} & \begin{matrix}\text{Laubsprosse von 1914}\\ \text{Blütenstand von 1914}\end{matrix}\\ \mathfrak{D}_{a5}\,\mathfrak{D}_{a6}\,\mathfrak{D}_{a7}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d8}\,\mathfrak{D}_{a9}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d10}\,\mathfrak{D}_{a11}\\ \mathfrak{E}_{s10}\,\mathfrak{D}_{a11}\,\mathfrak{C}_{d12}\end{cases}\\ \mathfrak{D}_{a8}\,\mathfrak{D}_{a9}\,\mathfrak{D}_{a10}\,\mathfrak{D}_{a11}\,\mathfrak{C}_{d12}\end{cases} & \text{Laubsprosse von 1914}\end{cases}$$

Die stark ausgezogenen Kreise stellen Laubsprosse des Jahres 1914 dar, der Doppelkreis einen durch Infloreszenz abgeschlossenen Sproß des-

1) Zu München 1823—1831 erschienen, mit 18 kolorierten lithographischen Tafeln, in Quart.

2) Blütendiagramme, Bd. II. S. 366 (1878).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

selben Jahres. Wieso die Sprosse verschiedenen Generationen angehören, das wird an anderer Stelle in extenso erörtert werden.

Betrachten wir nun Vorkommnisse in verschiedenen Familien, so finden wir in zeitlicher Beziehung ein sehr verschiedenes Verhalten des Fortsetzungssprosses: in gemäßigtem Klima treffen wir Fälle, wo die Innovation streng an die Jahreszeit gebunden ist, wo aus den Narben der abgefallenen Blätter ohne weiteres die Jahreszahlen abgelesen werden können, was im erwähnten Falle noch dadurch erleichtert wird, daß wie erwähnt, an der Basis der Innovation zwei Niederblattpaare aufzutreten pflegen, die normaliter ein Achselprodukt nicht zur Entwickelung bringen, während die Innovation auf ganz bestimmte Blätter, bei weitem vorwiegend auf $\mathfrak{d}$, weniger oft auf die beiden $\mathfrak{c}$ oder auf andere Achseln beschränkt bleibt, wie aus obiger Tabelle ersichtlich. Anders bei Materialien aus anderen Familien, die in der gleichmäßigen Feuchtigkeit tropischer Gefilde beheimatet sind, so in gewissen Gegenden Ostindiens, des malayischen Florengebietes und Afrikas, wo die gleichmäßige Wärme und Feuchtigkeit zu Differenzierungen im erwähnten Sinne nicht geführt haben. Hier gelangen in zahlreichen Fällen, die einer anderen Publikation vorbehalten sein mögen, viel einfachere Sympodien zur Entwickelung, nämlich solche aus $\mathfrak{B}_a$, und bei deren Studium drängten sich Folgerungen auf, die zur Formulierung dieser Zeilen geführt haben.

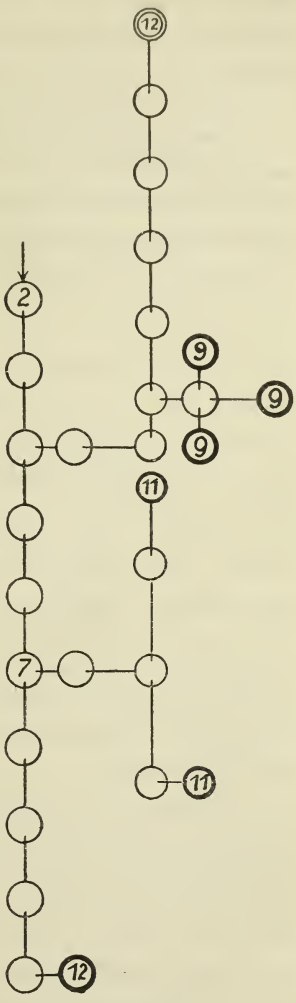

Fig. 2.

Wie bereits angedeutet, ist die zeitlich scharfe Trennung zwischen der Entwickelung des Blütenstandes und der der Innovation in Anpassung an unser seit der Tertiärzeit so sehr verschlechtertes Klima entstanden. Solche Hemmnisse kennen die erwähnten Tropengegenden nicht, und so sehen wir in ein und derselben Gattung weitgehende Verschiedenheiten zwischen den Entwickelungszuständen des Blütenstandes und dem der Innovation. Während bei den einen Arten schon die untersten Früchte bzw. diejenigen, die der niedrigsten Sproßgeneration angehören, reifen, ohne daß das fragliche Achselprodukt in auffallender Weise in die Erscheinung tritt, wird in anderen Fällen, bei anderen Arten, und fallweise wohl auch bei der nämlichen Art

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und am nämlichen Zweige noch gar keine Blüte zur Entfaltung gelangt sein, und doch hat schon eine mehrfache Übergipfelung durch konsekutive Sproßgenerationen stattgefunden, und zwar in der Weise, daß etwa ein Blütenstand $\mathfrak{X}_{a1}\mathfrak{B}_{a2}$ noch eine kleine, wenige Millimeter messende Knospe darstellend, von $\mathfrak{X}_{a1}\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{B}_{a5}$[1]), ja diese wieder von noch höheren konsekutiven Tochtersprossen überragt wird. Die Beobachtung, die gewiß schon oft gemacht, aber nicht weiter beachtet worden ist, daß an einem solchen Zweig die Blütenstände keineswegs in akropetaler Folge aufzublühen brauchen, veranlaßte zu weiteren Erwägungen vorwiegend physiologischen Charakters.

Fassen wir zunächst den Zustand eines durch Infloreszenz abgeschlossenen Sproßendes ins Auge, und zwar von dem Moment an, wo das oberste für die Innovation in Betracht kommende Blattpaar sich aus der Vegetationskalotte auszugliedern sich anschickt, so läßt sich, wenn man von allem Nebensächlichen absieht, das Verhalten durch eine Kurve darstellen, welche den Endpunkten der in gleichen Zeitabschnitten erreichten Ordinaten entspricht. Zeichnen wir sie in ein Koordinatenkreuz ein, dessen Nullpunkt übrigens ganz beliebig innerhalb gewisser Grenzen gewählt werden kann, so mag der unter die x-Achse fallende Bogen jene Zeit repräsentieren, in welcher durch Anhäufung von Protoplasma und sonstigem Zellinhalt, durch rege Teilungen die Emporwölbung der folia opposita über die Vegetationskalotte vorbereitet wird, in welcher der Querschnitt seine bisher drehrunde Form einbüßt und zunächst einer Ellipse mit sehr geringer Exzentrizität weicht. Die Bildkurve schneidet alsdann die x-Achse, die Relation $dx:dy$, die anfänglich gleich unendlich ist, sinkt allmählich auf den Wert Eins, der am Punkte des stärksten Wachstums erreicht wird, um dann wieder dem Ausgangswerte zuzustreben, was sich eben dadurch äußert, daß die terminale Infloreszenz, inzwischen zum Fruchtstand geworden, einer weiteren Entwickelung nicht mehr fähig ist, oder daß der oben erwähnte Laubsproß abgestoßen wird.

Beobachten wir nun das Verhalten der Innovation, so versteht es sich wohl von selbst, daß ihr relatives Verhalten bei verschiedenen Pflanzen ein verschiedenes sein wird: zunächst ist ihr Auftreten im Sinne der obigen Kurve nach rechts beschränkt, indem das in Frage stehende oberste Blattpaar dann zu versagen pflegt, wenn einmal ein gewisses Stadium der Blüten- oder Fruchtentwickelung erreicht ist; dann ist eben die relative Hauptachse entweder überhaupt zu sehr geschwächt, um einen Ersatzsproß zu treiben, oder aus der oder jener Ursache ist ein solcher ausnahmsweise aus einer anderen Blattachsel hervorgegangen. Andererseits aber wird in vielen Fällen mindestens der oder jener Zustand der terminalen Infloreszenz zu beobachten sein, bevor der Ersatzsproß ein beschleunigtes Wachstum zeigt, seine Kurve

---

1) Abgekürzte Schreibweise für $\mathfrak{X}_{a1}\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{B}_{a3}\mathfrak{B}_{a4}\mathfrak{B}_{a5}$, cfr. die zitierte Arbeit über dekussierte Sympodialsysteme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

also nach oben konkav wird. Im allgemeinen wird man mit der Annahme nicht fehlgehen, daß aus physiologischen Gründen die Bildkurve desto steiler ansteigen wird, je näher sie sich dem horizontalen Teile der Kurve A (Abschluß der Abstammungsachse) über die x-Achse erhebt. Wir haben also mit einem zeitlichen Intervall zu rechnen, wie es in Textfig. 3 durch die Ordinaten B und C dargestellt sein mag. Die Breite dieses Intervalles wird nun von Art zu Art wechseln, bleibt aber innerhalb gewisser Grenzen eine Funktion äußerer Faktoren, wie Witterungsverhältnisse, Standort. Bezüglich der Verteilung der Innovationskurven — wie die Bildkurven der Fortsetzungssprosse kurz genannt sein mögen — wird die Annahme kaum gewagt sein, daß sie nicht nach der symmetrischen Binominalkurve erfolgt, die in der neueren biologischen Literatur zu einer früher in des Wortes wörtlichstem Sinne ungeahnten Bedeutung vornehmlich durch Johannsens Verdienst gekommen ist, sondern daß gleichen Werten von x desto ungleichere von y in dem Sinne entsprechen, daß der Scheitel nach rechts verschoben wird. Das wird vor allem dann gelten, wenn der Wendepunkt innerhalb des in Frage stehenden Intervalls fällt, was physiologisch ohne weiteres verständlich ist.

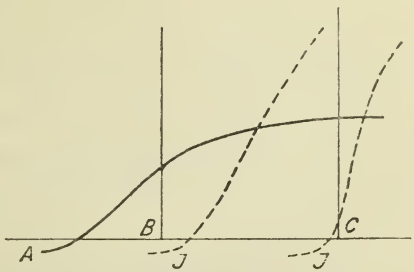

Fig. 3.

Bei Betrachtung eines umfangreichen Materiales drängt sich mir die Überzeugung auf, daß das für die Innovationsbildung in Betracht kommende Intervall sich bei manchen Arten im Laufe der phylogenetischen Entwickelung nach links verschoben hat: also abgesehen von der wechselnden Breite dieses Intervalls haben wir noch damit zu rechnen, daß seine linke Begrenzung nicht nur den Wendepunkt überschreitet, sondern auch den Nullwert der Ordinate, welcher eine Gabelung der Vegetationskalotte repräsentiert. Es liegt nun keinerlei Grund zu der Annahme vor, daß etwa an dieser Stelle die Linksbewegung des Intervalls Halt machen müsse; vielmehr drängt sich logisch die Frage auf, was bei weiterer Bewegung geschieht. Die Antwort fällt bei Betrachtung der Kurve Textfig. 4 sehr leicht: innerhalb des Intervalls B^1 —C^1 wird bald das erste Blattpaar der Infloreszenz, bald das erste der Innovation auftreten, mit anderen Worten, das ontogenetische Kriterium befindet sich in labilem Gleichgewicht, es kann ein Gegensatz zwischen der ontogenetischen und der phylogenetischen Entwickelung sich einstellen. Sollte es Arten geben, bei welchen auch die rechte Grenzordinate des Innovationsintervalls, also C^1 den Nullwert der Kurve A überschreitet, oder auch nur erreicht, und zwar konstant erreicht, so würde damit der Fall gegeben sein, daß aus der Untersuchung der Vegetationskalotte stets ein Monopodium erschlossen werden müßte. Wir sehen uns

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daher zu dem prinzipiellen Standpunkte gezwungen, daß, wenn an einem Zweige bei dekussierter Blattstellung die sämtlichen Blütenstände einer Zeile angehören, ein **Sympodium** anzunehmen ist, selbst dann, wenn die Untersuchung der Vegetationskalotte ein entgegenstehendes Resultat ergeben sollte. Damit steigt der Wert des Begriffes Sympodium in historischem Sinne, das Monopodium stellt dann etwas Sekundäres dar, es ist hier ein Pseudomonopodium, als welches es allerdings nur auf dem Wege der vergleichenden Morphologie zu erkennen ist.

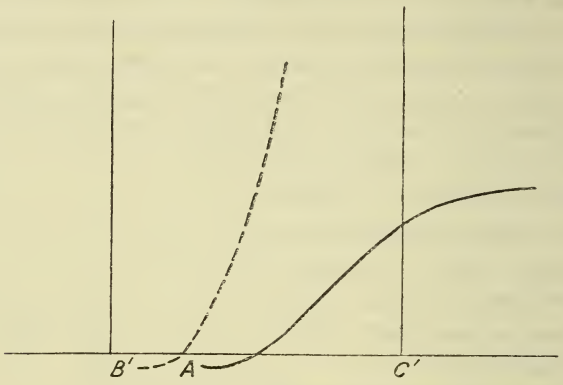

Fig. 4.

Die erhebliche Anzahl unrichtiger Angaben, wie sie in den Diagnosen neuer Arten so oft niedergelegt sind, und zwar selbst von hervorragender, morphologisch geschulter Seite, findet mit den obigen Ausführungen ihre Erklärung, ihre subjektive Berechtigung; die Anisophyllie, die häufig einen Fingerzeig geben könnte, ist oft nicht vorhanden oder sehr wenig markant. Einschlägige Korrekturen der systematischen Angaben würden den Rahmen dieser Studie weit überschreiten, sind aber, soweit bis jetzt bekannt, verschiedentlich bei Acanthaceen, in erheblicher Zahl aber bei Rubiaceen vorzunehmen.